

丹沢山地の衰退ブナ林に適した水ストレス診断手法の開発

上田正文*・城向光弥*,**・水野沙保里*,***

Techniques of diagnosis of water stress in trees suitable for the declining beech forests at mountainous regions in the Tanzawa Mountains

Masafumi UEDA*, Mituya SHIROMUKAI**,** and Saori MIZUNO*,***

要 旨

上田正文・城向光弥・水野沙保里：丹沢山地におけるブナ林の衰退原因解明のための山岳地域に適した水ストレス診断技術の開発 神奈川県自環保セ報告 14：41-48, 2016 丹沢山地におけるブナ林の衰退原因の一つと考えられている水ストレスについて、実際に丹沢山地に生育するブナに生じているか否かを判定するために必要な山岳地域に適した診断手法について議論した。ここでは、樹木体内の水の流れに関係する事象を概説したうえで、水ストレスにより樹木が衰弱・枯死に至る流れ一例を検討し、山岳地に生育するブナの水分状態を把握するのに適した手法として、水分通道組織である道管・仮道管のキャビテーション感受性および木部構造観察による水ストレス診断手法を提案した。

I はじめに

近年、世界中で森林の衰退現象が報告されている (Manion and Lachance 1992)。しかし、森林の衰退原因については明らかでない場合が少なくない (松本ら 2002)。日本においても森林の衰退現象が各地で確認されており (堀田ら 1993)、神奈川県北西部に位置する丹沢山地においてもブナ林の衰退が報告されている (越地ら 1996)。丹沢山地では 1970～1980 年頃からブナ林やモミ林を中心に衰退が目立ち始め (越地ら 1996、相原ら 2004)、ブナ林については、1990 年代以降も衰退が拡大する傾向にある (鈴木・山根 2013)。丹沢山地におけるブナ林の衰退原因として、光化学オゾン等の大気汚染 (丸田ら 1999、清水・伊藤 2013)、ブナハバチ

等の食葉性昆虫による食害 (越地ら 2012、山上ら 2007) および乾燥化にともなう水ストレスの増加が複合的に関与していると考えられている (相原ら 2004、山根ら 2007)。樹木が衰弱し枯死に至る原因として、直接あるいは間接的に水ストレスが関与するとされる (Manion and Lachance 1992)。しかし、水ストレスの増加についての議論は、丹沢山地に生育するブナが実際に強い水ストレスを生じた状態で生育しているかどうかの報告例が少ないことから、推論の域に止まっている (石村ら 2010)。

丹沢山地に生育するブナの水分状態に関する報告例が少ない理由の一つとして、植物や土壌の水分保持力を示す数値で水ストレスの指標として最も良く用いられる葉の水ポテンシャルを山岳地帯で測定することの困難さがあると考えられる。葉の水ポテン

* 京都府立大学大学院生命環境科学研究科 (〒 606-8522 京都市左京区下鴨半木町 1-5)

** 現所属 環総テクノス (〒 541-0052 大阪市中央区安土町 1-3-5)

*** 現所属 林野庁九州森林管理局 (〒 860-0081 熊本市西区京町本丁 2-7)

シャルは、季節、時刻、天候により測定値が変化する。そのため、特に天候の変化が激しい山岳地帯では正確な葉の水ポテンシャル値を得るために測定を繰り返し行う必要がある。さらに一般的に行われるプレッシャーチャンバー法 (Scholander *et al.* 1965) による葉の水ポテンシャル測定は、短時間で測定できる利点があるものの、測定装置の重量が重く、運搬の負荷が大きいことも山岳地帯における測定を困難にさせている。そこで、丹沢山地におけるブナ林の衰退原因の解明には、山岳地での測定に適した水ストレス評価手法を確立する必要がある。

その候補として、木部構造の測定が挙げられる。樹木の水ストレスに対する応答には様々な方法がある。一時的かつ急性の水ストレスに対しては、気孔開度の調節 (Tyree and Sperry 1988) や葉細胞の浸透調節および弾性率の変化 (Ladiges 1975、White *et al.* 2000) により対応する。一方、慢性的な水ストレスに対しては、葉面積の減少 (Grier and Running 1977) や木部構造すなわち水分通道組織である道管・仮導管を変化させること (Tyree and Zimmermann 2002、Nardini and Salleo 2005) により対応する。水利用が制限される環境下での樹木の生存の可否は、道管・仮導管の水分通道機能の維持能力に大きく影響される (Davis *et al.* 1999、Hacke *et al.* 2000)。すなわち、慢性的な水不足環境下では、樹木は木部構造を変化させることで水分通道機能消失のリスクを低下させており (Pinto *et al.* 2012)、丹沢山地の衰退地のブナでも同様の反応が生じていると推測される。このことを捉えるための木部構造の測定は実験室内で行えばよく、現地では枝を採取するだけなので過度の負荷がかからず、丹沢の山岳地にも適用できると期待される。

ここでは、慢性的な水ストレス環境下において樹木体内とくに水分通道組織である道管・仮道管で生じる事象を整理し、水ストレスにより樹木が衰弱・枯死に至る流れについて検討したうえで、山岳地に適しており、丹沢山地のように衰退の激しいブナ林でも適用できる樹木の水ストレスの診断手法について提案をおこなった。

II 樹木体内の水の上昇機構 SPAC

樹木体内における水の流れは、凝集力-張力理論 (Tyree 1997) により説明される。樹木は、光合

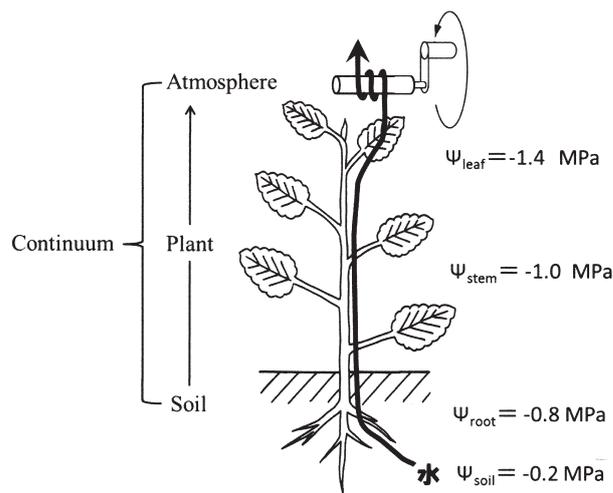


図1 土壌-植物-大気間の水の流れ

水はSPACと呼ばれる土壌-樹木-大気を連続した系 (Soil - Plant - Atmosphere Continuum) を形成し、樹木体内の水は葉の蒸散表面から根の吸水面まで連続した水柱を形成している (太矢印)。水は、水ポテンシャルの勾配により、大気の乾燥を源動力として葉の蒸散面から引き上げられることで、樹木体内を上昇する。 Ψ_{soil} 、 Ψ_{root} 、 Ψ_{stem} および Ψ_{leaf} は、土壌、根、幹および葉の水ポテンシャルをそれぞれ示す。

成に必要な二酸化炭素を葉の気孔を通して取り入れる。そのとき同時に気孔から水が蒸発する現象を蒸散という。蒸散に必要な水は、土壌から根を通して吸収され、幹の内部を通り、葉に供給される。つまり、水はSPACと呼ばれる土壌-樹木-大気の間を連続した系 (Soil - Plant - Atmosphere Continuum) を移動し、葉の蒸散面から根の吸水面まで連続した水柱を形成している (図1)。

蒸散は葉の気孔が開き、大気の乾燥が原動力となって葉の中の水が大気中に引き出されることで生じる。水の移動は、水ポテンシャルの勾配にしたがい、水ポテンシャルが高い方から低い方へ生じる。葉から蒸散が始まると、葉の水ポテンシャルが低下し水を吸い上げる力が増加する。その結果、葉とそれ以下の部位との間に水ポテンシャルの差が生じることで、水分通道組織である道管あるいは仮道管内の水柱に上向きの張力 (通常、数MPa程度) が働き、水が上昇する。この現象が次々と下部へ伝わることで樹木体内を水が上昇し、最終的に水は土壌から樹木の先端まで引き上げられる (Tyree 1997)。そのため樹木が生育するには、土壌-植物-大気間で水循環すること、つまり水柱が連続していることが極

めて重要となる。連続が断られると水循環が成立せず、最悪の場合には樹木は衰弱し枯死にいたる。水柱は、道管・仮道管という極めて細い管内に存在するため、水の凝集力（水分子間に働く引力）が強く働くことにより 30MPa 程度の張力が生じても連続性は維持され、通常では断ち切られることはない。しかし、水柱が断ち切られる現象は比較的頻繁に起こることが知られている (Hacke *et al.* 2000)。

Ⅲ 水柱が断ち切られる現象 キャビテーション

木部の水分通道組織として、針葉樹では仮導管、広葉樹では主として道管が機能する。仮導管は、長さは 1 mm から数 mm、直径は数 μm ～数十 μm の細長い紡錘形をした細胞からなる。仮導管の両端は、尖って閉じた構造をしており、壁孔と呼ばれる仮道管同士の水の連絡通路が存在する。一方、道管は、長さは数百 μm ～数千 μm 、直径は数十 μm ～数百 μm の道管要素と呼ばれる筒状の組織が縦につながって形成される。道管要素はそれぞれが短いものの道管は数十 cm 以上になる。道管は、まっすぐに伸びているわけではなく、互いに隣接する道管が接続したり、あるいは捻れたりして存在している。道管要素側面にも壁孔が多数存在する。

道管・仮導管の中には、様々な理由（傷・落葉など）により、内部が気泡で満たされ空洞化し水分通道機能を消失したものが存在する（図 2）。隣接する道管・仮導管が空洞化すると、壁孔に空気と水のメニスカス（界面張力によって細管内の液体の表面がつくる曲面）が形成される。活発な蒸散活動や水不足などにより、水柱に生じる張力が限界以上になると、メニスカスを形成する力学的均衡が崩壊し、気泡が壁孔を通過して隣接する道管・仮導管内へと引き込まれる。この気泡が引き込まれる現象をキャビテーションという（図 2）。葉の水ポテンシャルが低下することによってキャビテーションが頻発し、引き込まれた空気が道管・仮導管内に広がり、空洞が形成され塞栓症（エンボリズム）を生じると水柱が断絶される。木部の水分通導機能は、エンボリズムを生じた道管・仮導管の増加にともない低下し、最悪の場合には完全に失われる。

樹木は木部の水分通導機能が低下すると、枝先枯れ等を生じ成長や生育に影響するため、水分条件に応じてキャビテーションに対する感受性を変化させ

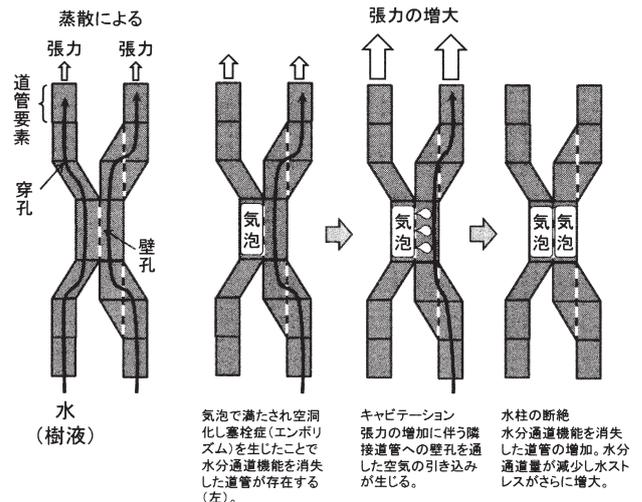


図 2 道管のキャビテーション発生と水分通道機能消失の模式図

ることがある (Pinto *et al.* 2012)。キャビテーション感受性は、樹種や生育環境により異なり (Tyree and Ewers 1991, Davis *et al.* 1999, Hacke *et al.* 2000)、樹木の耐乾性を評価する最も重要なパラメーターとされる (Tyree and Ewers 1991)。

Ⅳ キャビテーション感受性の評価

キャビテーション感受性は、道管・仮道管の水柱に生じる張力（木部圧ポテンシャル）と、木部の水分通道機能の消失率との関係を示すキャビテーション感受性曲線（vulnerability curve）で評価する。キャビテーション感受性曲線を作成する方法として遠心分離法 (Alder *et al.* 1997) と空気注入法 (Cochard *et al.* 1992) がある。遠心分離法と空気注入法との違いは、道管・仮道管の生じさせるキャビテーションの発生方法の相異にある。広葉樹においては、道管の長さが針葉樹の仮道管と比較し長く、長い試料で測定することが可能な空気注入法を用いることが多い。ここでは空気注入法における枝木部の感受性の評価方法について述べる。

空気注入法は、木部に木部圧ポテンシャルに相当する圧力で空気を送り込むことにより、強制的にキャビテーションを生じさせる（図 3）。まず、木部試料をプレッシャースリーブに挿入する。そして、水分通導度を測定するために、試料の根に近い一方の端に、高さ h (m) から KCl 水溶液を流し、もう一方の端から一定時間 t (s) に流出する液量 Q (g) を測定する。そして、プレッシャースリーブに一定

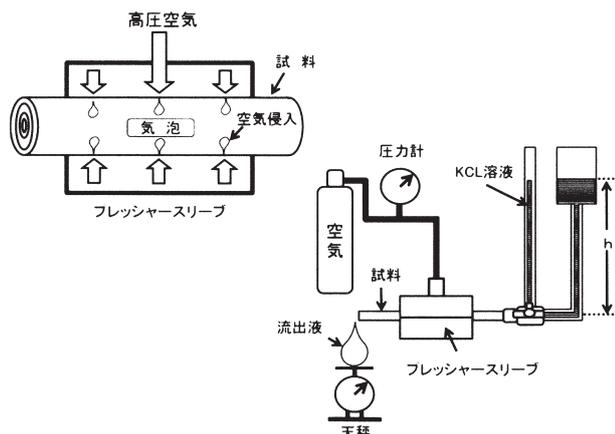


図3 キャビテーション感受性の測定法（空気注入法）模式図

左上図はフレッシュスリーブ内にセットした試料と高圧空気を負荷することにより道管・仮道管に発生するキャビテーションのイメージ。

時間負荷する圧力を1MPaずつ上げていき、それぞれの圧力で流出する液量 Q (g)を測定する。

水分通導度 kn ($g\ s^{-1}\ MPa^{-1}$)は平均流出量 Q (g)、測定時間 t (s)、水柱高 h (m)から以下のように算出する。

$$kn = Q / (t \times 9.807 \times h)$$

さらに、流出液量の最大値 Q_{init} を用いて水分通導度 k_{max} を算出する。

$$k_{max} = Q_{init} / (t \times 9.807 \times h)$$

また、各試料の単位木部面積当たりの水分通道度(比水分通道度 Ks ($g\ s^{-1}\ MPa^{-1}\ m^{-1}$)は試料の長さ L (m)、試料の断面積 A (m^2)から以下のように算出し、

$$Ks = k_{max} \times L / A$$

試料の水分通道消失率PLC (percent loss conductance : %)を以下で算出する。

$$PLC = (k_{max} - kn/k_{max}) \times 100$$

そして、負荷した圧力 (MPa) の負の値 (木部圧ポテンシャル (MPa)) をX軸、水分通導消失率PLC (%)をY軸にプロットし、ワイブル関数あるいはシグモイド曲線を近似させてキャビテーション感受性曲線を作成する (図4)。

この曲線からキャビテーション感受性の指標となるP50 (水分通道消失率50%時の木部圧ポテンシャル)を算出することができる。P50はその樹木が生育する場所の水分環境を反映すると考えられている (Maherali *et al.* 2004)。P50が低いと強い水ストレスが生じてても道管・仮道管にキャビテーションが発生しにくいと評価できる。つまり、P50が低い樹木は水ストレ

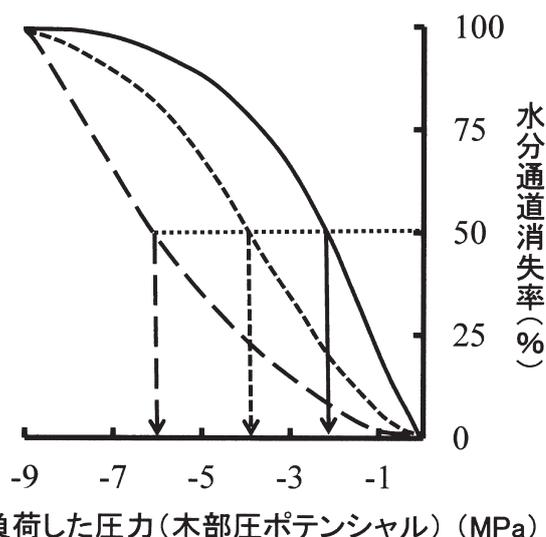


図4 キャビテーション感受性曲線

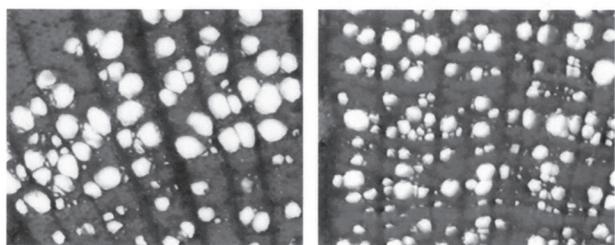
実線はキャビテーション感受性が高い樹木、長破線はキャビテーション感受性が低い樹木、破線はそれらと中庸の樹木をそれぞれ示す。矢印はそれぞれのP50を示し、キャビテーション感受性が高いほど、P50が高くなることわかる。

スが強く生じる環境においても木部の水分通導機能が失われにくく、生育し続けられる可能性が高いといえる。

V 水ストレスによるキャビテーション感受性の変化

道管・仮道管の内径が大きいと壁孔が大きい傾向があり、壁孔からの空気流入や水の漏出によるキャビテーションが生じやすくなる (Jansen *et al.* 2009)。そこで、慢性的な水ストレス環境下に生育する樹木は、内径が小さく壁孔も小さい道管・仮道管を数多く作ることで (図5)、キャビテーション感受性を低下させる (Pinto *et al.* 2012, Sperry *et al.* 2008)。そのため、通常では、慢性的に水ストレスが生じる環境下に生育する樹木ほどP50が低い値を示す (Maherali *et al.* 2004)。

一方、慢性的な水ストレス環境下に生育する樹木において、キャビテーション感受性を高くする現象も存在する。キャビテーション疲労 (cavitation fatigue) (Hacke *et al.* 2001) と呼ばれる現象で、道管・仮道管にキャビテーションとリフィリング (道管・仮道管に水が再充填される現象) の繰り返しが生じることで、同じ木部圧ポテンシャルであっても水分通道消失率が増加するようになる (Hacke *et al.* 2001)。



好適な水分状態に生育するブナの木部断面
水ストレスを生じる環境下で生育するブナの木部断面

図5 異なる水分環境下に生育するブナ木部の光学顕微鏡写真

水ストレスを生じる環境下で生育しているブナでは道管径が小さく道管密度が高いことがわかる (Ueda et al., unpublished)。バーは 10 μm を示す。

VI 道管内径と水ポテンシャルの関係

キャピテーションの発生を抑制するために道管・仮道管の内径を小さくした樹木は、道管・仮道管の密度を高めることで水分通道域（水分通道域 = 道管・仮道管内径面積合計 / 木部面積 × 100）を確保し、比水分通道度 (Ks) を維持する (Pinto et al. 2012, Sperry et al. 2008)。そのため、慢性的な水ストレス環境下に生育する樹木の道管・仮道管の内径階分布は、小内径の出現頻度が高くなる (図6)。

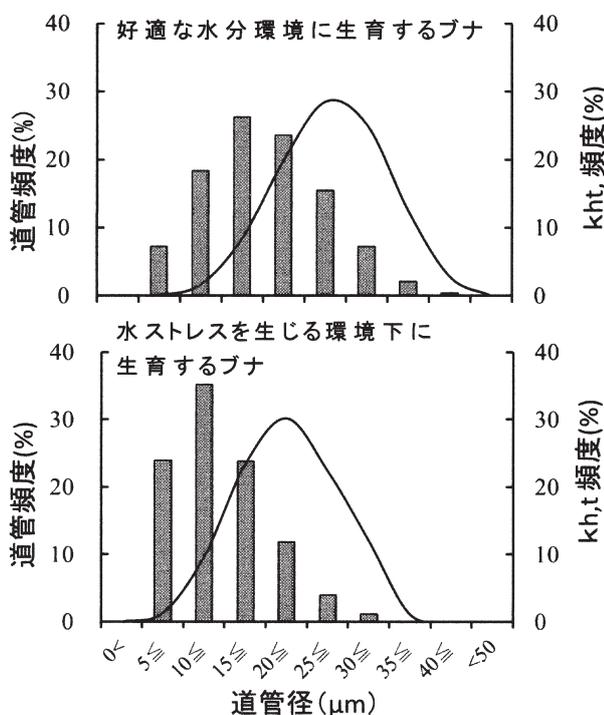


図6 異なる水分環境下に生育するブナ木部の道管径と理論水分通道度 (Kh,t) の頻度分布
棒グラフは各道管径階の出現頻度、実線は各道管径階の理論水分通道度 (Kh, t) の出現頻度をそれぞれ表す (Ueda et al. unpublished)。

道管・仮道管の水分通道能力を示す理論水分通道度 $K_{h,t}$ ($\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1}\text{m}$) は、水の密度 ρ 、水の粘弾性 η 、 i 個の道管内径 D_i から以下により算出する。

$$K_{h,t} = (\pi \rho / 128 \eta) \sum D_i^4$$

水分通道度は、Hagen-Poiseuille の法則により道管半径の 4 乗に比例する (Sellin et al. 2008, Sperry et al. 1994, Tyree et al. 1994, Tyree and Zimmerman 2002)。そのため、水分通道域が同じでも、小さい内径の道管・仮道管の割合が高くなることで水分通道度が低下する。そうすると、日中の葉の水ポテンシャルがさらに低下し、樹体全体の水ポテンシャルも低下し、その結果土壌からの吸水力が高まることになる。このように慢性的な水ストレス環境下に生育する樹木は、道管内径を小さくし、土壌からの吸水力を高めることで生存を可能にする (Sperry 2008)。しかし、道管・仮道管の内径を小さくすることで、樹体に生じる水ストレスをさらに増大させることにもなる。

VII 樹木の衰退・枯死への流れ

強い水ストレスが頻繁に生じる環境下に生育する樹木が衰弱・枯死に至るまでの一つの流れとして、道管・仮道管のキャピテーション疲労によるキャピテーション感受性の上昇と内径が小さい道管・仮道管を増加させることによる水ポテンシャルの低下の視点から考える (図7)。慢性的に水ストレスを生じる環境に生育する樹木は、水ポテンシャルの低下によるキャピテーション発生を抑えるために、内径が小さく壁孔が小さい道管・仮道管の割合を増加さ

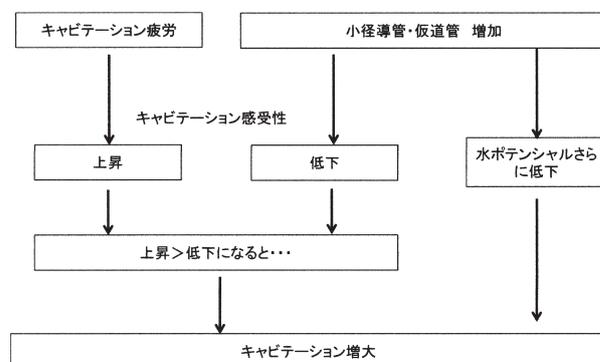


図7 樹木が水ストレスにより衰弱・枯死に至る流れの一例
キャピテーション疲労が強く生じることによりキャピテーション感受性が増大する。太矢印は破線矢印よりも効果が強いことを示す。

せ、キャビテーション感受性を低下させる。しかし、頻繁に強い水ストレスが生じることで、キャビテーション疲労によるキャビテーション感受性の上昇が生じる。このキャビテーション感受性の上昇が低下の程度を上回るとキャビテーションの発生が増加する。内径が小さい道管・仮導管の増加は、樹体の水ポテンシャルを低下させることで土壌からの吸水を有利にするものの、樹体に生じる水ストレスを強くすることにもなり、キャビテーションをさらに増大させる要因となる。このように、強い水ストレスが頻繁に生じる環境下においてキャビテーションが生じやすくなった個体で、水分通導が消失した木部が増えることで枝先枯れや葉の萎凋が生じて葉量が減少し、やがて樹体全体が深刻な水不足状態へと陥り、最終的に枯死に至る。

VIII 山岳地に生育するブナの水ストレス診断

このことから木部のキャビテーション感受性と木部構造を同時に調べ、キャビテーション疲労の発生の有無を明らかにすることで強い水ストレスが樹木に生じているか否かを診断できると考えられる。つまり、内径が小さい道管・仮道管の割合が高く、キャビテーション感受性が低下しているはずが実際には高くなっている樹木は、キャビテーション疲労が生じており慢性的に水ストレスを生じた状態で生育していると判断することができる。このようなキャビテーション感受性測定と木部構造観察の結果は、季節、時刻、天候に大きく左右されることがない。また、現地での作業は枝の採取のみで、重い測定装置の運搬の必要はない。このことは、山岳地域に生育する樹木に生じている水ストレスの有無を診断する手法として、キャビテーション感受性測定と木部構造観察が極めて有効であることを示している。これまでブナ的水分状態の報告例が少なかった丹沢山地において、今後ブナ林の衰退原因を解明し、効果的に再生するうえで有効な水ストレス診断方法となる。

IX 引用文献

相原敬次・阿相敏明・武田麻由子・越地 正 (2004) 森林衰退の現状と取り組み (II) 神奈川県の丹沢山地における樹木衰退現象. 大気環境学会誌 39 : 29-39.

- Alder, N.N., Pockman, W.T., Sperry, J.S. and Nuismer, S. (1997) Use of centrifugal force in the study of xylem cavitation. J. Exp. Bot. 48 : 665-674.
- Cochard, H., Bre' da, N., Granier, A. and Aussenac, B. (1992) Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. pubescens* Wild., *Q. robur* L.). Ann. For. Sci. 49 : 225-233.
- Davis, S.D., Sperry, J.S. and Hacke, U.G. (1999) The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. Am. J. Bot. 86 : 1367-1372.
- Grier, C.C. and Running, S.W. (1977) Leaf area of mature northwestern coniferous forests : relation to site water balance. Ecology 58 : 893-899.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S. and Pitterman, J. (2000) Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. Basic Appl. Ecol. 1 : 31-41.
- Hacke, U.G., Stiller, V., Sperry, J.S., Pittermann, J. and McCulloh, K.A. (2001) Cavitation fatigue. Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. Plant Physiol. 125 : 779-786.
- 堀田 庸・森川 靖・峠田 宏・松本陽介・松浦陽次郎・石塚和裕 (1993) 森林衰退 酸性雨は問題になるか. 102pp, 林業科学技術振興所, 東京.
- 石村彰大・清水 庸・Rahimzadeh, P.・大政賢次 (2010) Water deficit index (WDI) を用いた丹沢山地におけるブナ群落の衰退状況の評価. Eco-Engineering 22 : 141-146.
- Jansen, S., Choat, B. and Pletsers, A. (2009) Morphological variation of inter-vessel pit membranes and implications to xylem function in angiosperms. Am. J. Bot. 96 : 409-419.
- 越地 正・谷脇 徹・相原敬次・山根正伸 (2012) 檜洞丸におけるブナハバチの大発生によるブナの衰弱枯死. 神奈川県自然環境保全センター報

- 告 9 : 95-104.
- 越地 正・鈴木 清・須賀一夫 (1996) 丹沢山地における森林衰退の調査研究 (I) ブナ, モミ等の枯損実態. 神奈川県森林研究所研究報告 22 : 7-18.
- Ladiges, P.Y. (1975) Some aspects of tissue water relations in three populations of *Eucalyptus viminalis* Labill. *New Phytol.* 75 : 53-62.
- 丸田恵美子・志摩 克・堀江勝年・青木正敏・土器屋由紀子・伊豆田 猛・戸塚 績・横井洋太・坂田 剛 (1999) 性降水物と生態系影響 丹沢・檜洞丸におけるブナ林の枯損と酸性降水物. *環境科学会誌* 12 : 241-250.
- Maherali, H., Pockman, W.T. and Jackson, R.B. (2004) Adaptation variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85 : 2184-2199.
- Manion, P.D. and Lachance, D. (1992) *Forest decline concepts*. 249pp, APS Press, Minnesota.
- 松本陽介・小池信哉・河原崎里子・上村 章・原山尚徳・伊藤江利子・吉永秀一郎・大貫靖浩・志知幸治・奥田史郎・石田 厚・埜田 宏 (2002) 関東平野における樹木衰退の1999年～2001年の状況. *森林立地* 44 : 53-62.
- Nardini, A. and Salleo, S. (2005) Water stress-induced modifications of leaf hydraulic architecture in sunflower: coordination with gas exchange. *J. Exp. Bot.* 56 : 3093-3101.
- Pinto, C.A., David, J.S., Cochard, H., Calderia, M.C., Henriques, M.O., Quilho, T., Paco, T.A., Pereira, J.S. and David, T.S. (2012) Drought-induced embolism in current-year shoots of two Mediterranean evergreen oaks, *Forest Ecol. Manag.* 285 : 1-10.
- Sellin, A., Rohejarv, A., and Rahi, M. (2008) Distribution of vessel size, vessel density and xylem conducting efficiency within a crown of silver birch (*Betula Pendula*). *Trees* 22 : 205-216.
- Scholander, P.F., Bradstreet, E.D., Hemmingsen, E.A., and Hammel, H.T. (1965) Sap Pressure in Vascular Plants. *Science* 16 : 339-346.
- Sperry, J.S., Meinzer, F.C. and McCulloh, K.A. (2008) Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant Cell Environ.* 31 : 632-645.
- Sperry, J.S., Nichols, K.L., Sullivan, J.E.M. and Eastlack, S.E. (1994) Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous and coniferous tree of northern Utah and interior Alaska. *Ecology* 75 : 1736-1752.
- 清水英幸・伊藤祥子 (2013) ブナ林の衰退 丹沢山地で起きていること ブナに及ぼす複合的な水ストレスの影響. *森林科学* 67 : 14-17.
- 鈴木 透・山根正伸 (2013) ブナ林の衰退 丹沢山地で起きていること 空中写真からわかるブナ林の衰退. *森林科学* 67 : 6-9.
- Tyree, M.T. (1997) The Cohesion-Tension theory of sap ascent: current controversies. *J. Exp. Bot.* 48 : 1753-1765.
- Tyree, M.T., Davis, S.D. and Cochard, H. (1994) Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a trade-off of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal* 15 : 335-360.
- Tyree, M.T. and Ewers, F.W. (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.* 119 : 345-360.
- Tyree, M.T. and Sperry, J.S. (1988) Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant Physiol.* 88 : 574-580.
- Tyree, M.T. and Zimmermann, M.H. (2002) *Xylem structure and the ascent of sap*. 283pp, Springer-Verlag, Berlin.
- White, D.A., Turner, N.C. and Galbraith, J.H. (2000) Leaf water relations and stomatal behavior of four allopatric *Eucalyptus* species planted in Mediterranean southwestern Australia. *Tree Physiol.* 20 : 1157-1165.

山上 明・谷 晋・伴野英雄 (2007) ブナハバチ食害によるブナ枯死とブナ林の衰退. 256-268. 丹沢大山総合調査学術報告書. 丹沢大山総合調査団編, 794pp, (財)平岡環境科学研究所, 神奈川.

山根正伸・藤澤示弘・田村 淳・内山佳美・笹川裕史・越地 正・斉藤央嗣 (2007) 丹沢山地のブナ林の現状 林分状況と衰退状況. 479-484. 丹沢大山総合調査学術報告書. 丹沢大山総合調査団編, 794pp, (財)平岡環境科学研究所, 神奈川.